

Anatomische Untersuchungen über den Bau des Stammes der Salicineen

von

Dr. Max Šoštarić.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Tafel.)

Die vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane verschiedener Pflanzenfamilien hat in vielen Fällen neben anderen Zwecken, die sie verfolgt, einerseits für die Kenntniss der systematischen Botanik,¹ anderseits für die Kenntniss der vegetabilischen Rohstoffe² eine grosse Bedeutung erlangt. Auch die Familie der Salicineen wurde in das Gebiet dieser Arbeiten einbezogen. Die Anatomie des Stammes (Holz und Rinde) dieser Gewächse wurde allerdings mehrfach untersucht, ohne dass es bisher gelungen wäre, ein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Gattungen, *Salix* und *Populus*, welche bei uns durch zahlreiche Species vertreten sind, aufzufinden.

In diesem Sinne hat sich unter Anderem Burgerstein³ bei der 66. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte geäussert: »So charakteristisch auch der Bau des Holzes der Salicineen ist, so schwierig ist es, nach den derzeit bekannten Differentialmerkmalen des Holzes die Gattungen *Populus* und *Salix* für alle Fälle zu unterscheiden.«

¹ Vergl. Solereder, Über den systematischen Werth der Holzstructur bei den Dicotyledonen. München (1885), S. 37 ff., und die theilweise erschienene »Systematische Anatomie« der Dicotyledonen. Stuttgart (1898).

² Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig (1873), S. 608, 609.

³ Burgerstein, 66. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wien (1894), S. 183.

Bisher wurden immer, wie schon gesagt, das Holz und die Rinde zum Gegenstande eines genaueren Studiums gemacht, während das Mark in geringerem Maasse berücksichtigt wurde. Indem ich diesem meine Hauptaufmerksamkeit zuwendete, gelang es mir thatsächlich, Momente zu finden, welche gestatten, die beiden Genera nach anatomischen Charakteren des Stammes mit Sicherheit auseinander zu halten.

Anhangsweise sollen einige Beobachtungen betreffs der anatomischen Verhältnisse des Holzes und der Rinde mitgeteilt werden. Behufs der Untersuchung wurden folgende *Populus*-Arten¹ zu Beginn des Winters gesammelt und in Alkohol aufbewahrt:² *Populus alba* L., *P. tremula* L., *P. euphratica* L., *P. pyramidalis* Roz., *P. monilifera* Nit., *P. balsamifera* L., *P. nigra* L.; von dem Genus *Salix* die baum- und strauchartigen Species: *Salix fragilis* L., *S. pentandra* L., *S. alba* L., *S. babylonica* L., *S. nigra* Marsh., *S. purpurea* L., *S. incana* L., *S. viminalis* L., *S. pruinosa* Wendl., *S. caprea* L., *S. nigricans* Sm., *S. rosmarinifolia* L., *S. aurita* L. und typische Zwerg- und Gletscherweiden: *S. herbacea* L., *S. retusa* L., *S. polaris* Wahlemb., *S. reticulata* L. (*Chamitea reticulata* Kern.).

Zur Anatomie des Markes.

Zusammenfassende Arbeiten über die Anatomie des Markes liegen von Schacht,³ Gris,⁴ Kassner⁵ und Solereder⁶ vor, und möge auf diese, da deren Resultate allgemein bekannt sind, nur kurz hingewiesen werden.

¹ Die einzelnen Sprosse waren in keinem Falle älter als 20 Jahre.

² Von der durch die Erscheinung der Heterophyllie (vergl. Wiesner, Elemente der wissensch. Botanik, II. Bd., Wien [1891], S. 62) ausgezeichneten Art *Populus euphratica* L. standen mir, Dank der Güte des Univ. Prof. Herrn Dr. C. Fritsch getrocknete einjährige Sprosse zur Verfügung, von welchen der eine weidenartige, lanzettliche, der andere pappelartige, elliptisch herzförmige Blätter trug.

³ Schacht, Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin, I (1856), S. 339; II (1859), 18, 50, 75, 81, 82 u. a. a. O.

⁴ Gris, Mémoire sur la Moëlle des plantes lignenses. Nouvelles Archives du Mus. d'hist. nat., T. VI, Paris (1876), p. 201—302 mit Tab. XII—XX.

⁵ Kassner, Über das Mark einiger Holzpflanzen. Breslau (1884), S. 2.

⁶ Solereder, l. c. S. 37.

Was speciell die anatomischen Verhältnisse des Markes der Salicineen anbetrifft, so zeigt die gesammte Literatur, dass sich nur wenige Forscher, wie Th. Hartig,¹ Wiesner,² Mentovich³ und Nördlinger⁴ mit demselben beschäftigt haben. Besonders sind die Worte Hartig's bemerkenswerth: »Die Markröhre ist bei Weiden und Pappeln fünfkantig, die Winkel bei den letzteren schärfer hinaustretend. Die Markzellen sind dünnhäutig, meist gross, unvollständig gepresst, dem Kugeligen sich nähernd, klein getüpfelt, meist ohne Mehlgehalt. Nur bei Silber- und Zitterpappeln kommen im Marke Complexe grosser dickhäutiger Zellen vor, auch rhomboëdrische Krystalle.«

Aus diesen Angaben ist zu ersehen, dass Th. Hartig⁵ zwischen den Salicineen einerseits und Silber- und Zitterpappel andererseits zu unterscheiden wusste. Bis auf den heutigen Tag hat kein Forscher die von Th. Hartig nur angedeuteten, wichtigen und, wie wir sehen werden, für *Populus*-Arten charakteristischen Merkmale erwähnt.

Von Wiesner,⁶ Mentovich⁷ und Nördlinger⁸ rühren auch einige Beobachtungen, einzelne Arten betreffend, her. Der Übersichtlichkeit halber halte ich es für zweckentsprechend, in den folgenden Zeilen die Beschreibung des Markes der *Populus*- und *Salix*-Arten nacheinander vorzunehmen.

A. *Populus*-Arten.

Die jüngsten Partien des Markes zeigen keine besonderen Eigenthümlichkeiten in der Structur der einzelnen Elemente. Bei fortschreitendem Wachsthum differenzirt sich das Mark

¹ Th. Hartig, Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin (1851), S. 443.

² Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig (1873), S. 608, 609.

³ Mentovich, A növénybél szövettanához, különös tekintettel a kétszikűekre. Klausenburg (1885), S. 37, mit 1 Abth. Taf.

⁴ Nördlinger, Anatomische Merkmale der wichtigsten deutschen Wald- und Gartenholzarten. Stuttgart (1881), S. 81.

⁵ Th. Hartwig, l. c. S. 443.

⁶ Wiesner, l. c. S. 608, 609.

⁷ Mentovich, l. c. S. 37.

⁸ Nördlinger, l. c. S. 81.

allmählig in einen centralen, parenchymatischen, streckenweise sklerenchymatischen Theil und einen peripheren, die sogenannte Markscheide.¹

Der erstere (centrale) besteht aus unregelmässig angeordneten, rundlichen oder polyëdrischen, luftführenden Zellen, deren dünne Membranen theils verholzt,² theils unverholzt und einfach getüpfelt erscheinen. Was die sklerenchymatischen Elemente anlangt, so mag, da deren Bau in jeder Hinsicht typisch ist, nur erwähnt werden, dass dieselben mässig verdickt, stark verholzt und einfach, jedoch zahlreich getüpfelt sind.

Zu den unverholzten Partien des Markes kommen kleine, gerbstoffführende, in Reihen übereinander angeordnete Zellen vor, deren Länge die Breite verhältnissmässig bedeutend überwiegt. Um diese herum gruppieren sich grosslumigere, in tangentialer Richtung gestreckte Zellen.

Es ist mir stets aufgefallen, dass sich hinsichtlich des Chemismus der Membranen diese bedeutenden Schwankungen bemerkbar machen. Oftmals waren die Zellhäute verholzt, dann wieder nicht.

Bezüglich *Populus euphratica* L. (vergl. Fig. 3 und 4) ist zu erwähnen, dass das Mark dieser Species durchaus anders gebaut ist, als das der übrigen untersuchten Arten. Dasselbe besteht allein aus mässig verdickten, einfach getüpfelten Sklerenchymzellen, die sich, wie bei den übrigen Arten, in der Längsrichtung der Axe ausbreiten und nur beim Übergange in die Markstrahlen (in der Region der Markscheide) in radialer Richtung strecken. Im Allgemeinen werden die einzelnen stets verholzten Elemente (inclusive der Markscheide) von dem Centrum des Markes gegen die Markscheide zu immer englumiger.

In der Markscheide, deren regelmässig gebaute Zellen, den angeführten Fall ausgenommen, immer unverholzt sind, treten bei allen untersuchten Species Sklerenchymfaserbündel

¹ Vergl. Wiesner, Lehrbuch der Botanik. Anatomie und Physiologie der Pflanzen, IV. Aufl., Wien (1898), S. 135.

² Vergl. Wiesner, Note über das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper der verholzten Zellmembran. Diese Sitzungsberichte, Jahrg. 1878, Bd. LXXVII, I. Abth.

von verschiedener Mächtigkeit auf (vergl. Fig. 1, 3, 5). In dem einen Falle besteht ein Bündel aus 20—40 Sklerenchymfaserzellen, z. B. bei *Populus euphratica* L., *P. tremula* L., *P. balsamifera* L., *P. monilifera* Ait., in dem anderen nur aus 3—4, z. B. bei *P. nigra* L., *P. alba* L., *P. pyramidalis* Roz.

Die im Alter stets verholzten Membranen der einzelnen Sklerenchymfasern, welche, wie an Querschnitten zu ersehen ist, einen polygonalen Contour besitzen, sind in der Mitte eines jeden Bündels am stärksten ausgebildet und werden gegen die Peripherie desselben immer schwächer. Diese Erscheinung ist selbst nach einer am Rande eines Bündels stehenden Sklerenchymfaser sehr schön zu beobachten.

Die Zellhäute sind durchwegs in spärlichem Maasse mit verzweigten Porencanälen versehen, und ist nur dann die Tüpfelung eine reichlichere, falls die Sklerenchymfasern an intraxyläres Cambiform¹ stossen (vergl. Fig. 6).

Die am Umfange der einzelnen Bündeln stehenden Sklerenchymfasern erscheinen bei allen von mir untersuchten *Populus*-Arten — *Populus euphratica* L. ausgenommen — deutlich gefächert und führen deren Kammern Krystalle aus oxalsaurem Kalk (vergl. Fig. 6).

Im Gegensatze hiezu erscheinen bei *P. euphratica* L. alle Sklerenchymfasern stets nur zart gefächert. Niemals konnte ich an diesen dünnen Zellhäuten eine besondere Wandstructur beobachten. Speciell muss nur noch erwähnt werden, dass bei dieser Species die Sklerenchymfaserbündel im Marke ganz unregelmässig zerstreut sind und manchmal sogar auch von den jüngsten Partien des Xylems eingeschlossen erscheinen (vergl. Fig. 4).

Die Sklerenchymfaserbündel entstehen in allen untersuchten Fällen sehr frühe, zu gleicher Zeit mit der Ausbildung der Gefässprimanen, indem sich einzelne Zellen des Meristems in die Länge strecken, durch deren Theilung die ein Bündel zusammensetzenden Elemente gebildet werden.

¹ Raimann, Über unverholzte Elemente in der innersten Xylemzone der Dicotylen. Diese Sitzungsberichte, Bd. XCVIII, Abth. I, Jänner (1889), S. 7.

B. *Salix*-Arten.

Vor Allem muss hervorgehoben werden, dass in keinem einzigen Falle die im Marke der *Populus*-Arten stets vorkommenden Sklerenchymfaserbündel aufgefunden werden konnten. Bezüglich der Beschreibung des Markes der *Salix*-Arten kann ich mich kurz fassen, da dieses im Allgemeinen sehr gleichmässig gebaut ist.

Die dünnwandigen, einfach getüpfelten Zellen sind grosslumig und nehmen auch hier, ebenso wie wir bei den *Populus*-Arten gesehen haben, gegen die Peripherie des Markes an Grösse ab. Die einzelnen Elemente, deren Membranen einfach getüpfelt und verholzt sind, stehen in Reihen, und zwar in der Richtung der Längsaxe, im radialen Sinne gestreckt übereinander. Von dieser Regel weichen nur *S. pruinosa* Wendl., *S. nigra* Marsh. und *S. reticulata* L. ab, insofern nämlich, als von einer reihenförmigen Anordnung hier nichts zu beobachten ist. Ganz ähnlich verhalten sich auch die oben angeführten Strauchweiden, nur kommt noch das Moment dazu, dass die Dimension aller Markzellen in der Längsrichtung am grössten ist.

Auf Grund der angeführten morphologischen Merkmale ist es möglich, einzelne Species des Genus *Salix* bis zu einem gewissen Grade von einander zu trennen. Eine vollständige Unterscheidung, wenigstens der baumartigen, einerseits von den Strauch-,¹ Zwerg- und Gletscherweiden andererseits ermöglicht meine Beobachtung, dass bei den ersteren, wie schon erwähnt, die Membranen des Markes durchaus verholzt sind, während bei den letzteren diese Erscheinung nur an einzelnen Zellen oder, wie bei *Salix retusa* L., gar nicht nachweisbar ist.

Bemerkungen zur Anatomie des Holzes und der Rinde.

Wie ich bereits Eingangs erwähnte, waren die Bemühungen verschiedener Autoren,² die sich bestrebten, im Holzkörper

¹ Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Theil, 1. Hälfte. Leipzig (1894), S. 29.

² Th. Hartig, l. c. S. 443.

Sanio, Untersuchung des Holzkörpers. Bot. Zeitung (1863), S. 61.

anatomische Merkmale zur Unterscheidung der Genera *Salix* und *Populus* zu finden, vergeblich; auch meine Untersuchungen führten auf diesem Gebiete zu keinem Resultate.

Zur Vervollständigung unserer Kenntnisse will ich noch in Kürze meine Beobachtungen betreffs der Markstrahlen bei *P. tremula* L. und über den anatomischen Bau der Strauch-, Zwerg- und Gletscherweiden hier anschliessen.

Es fielen mir nämlich bei meinen Nachuntersuchungen betreffs des Baues des Holzes von *P. tremula* L. ausser den gewöhnlich vorkommenden einreihigen Markstrahlen, die aus parenchymatischen Zellen bestehen, auch mehrreihige auf, welche durchaus aus sklerenchymatischen Elementen zusammengesetzt sind. Diese sind entweder nur mässig oder öfters gar bis zum gänzlichen Schwinden des Lumens verdickt.

Im ersten Falle erscheinen die Membranen einfach getüpfelt, im letzteren mit reichlich verzweigten Porenkanälen versehen.

Ob das Vorkommen der oben beschriebenen Markstrahlen bei *P. tremula* L. als ein für diese Art charakteristisches

P. Schulz, Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Jahrbuch des bot. Gartens, Berlin, Bd. II (1863), S. 210.

Wiesner, l. c. S. 608, 609.

Moeller, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch., mathem.-naturw. Classe, Bd. XXXVI. Wien (1876), S. 297.

De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig (1877), S. 351, 418.

Nördlinger, l. c. S. 81.

Kienitz, Die Entstehung der »Markflecke«. Bot. Centralbl., XIII. Bd., Jahrg. 1883, S. 21. Mit 2 Tafeln.

Schneider, Untersuchungen einiger Treibhölzer von der Insel Jan Mayen. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch., Wien (1886), S. 3.

Rob. Hartig, Die anatomischen Unterscheidungsmerkmale der wichtigeren in Deutschland wachsenden Hölzer. 3. Aufl., München (1890), S. 37.

Kny, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, Bd. VIII. Berlin (1890), S. 176.

Strasburger, Über den Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena (1891), S. 208.

Solereder, l. c. S. 259.

Merkmal oder als ein pathologisches Vorkommniß zu bezeichnen ist, kann ich in Folge des nur geringen Materials, das mir zur meiner Untersuchung zur Verfügung stand, nicht angeben.

Was die Strauch-, Zwerg- und Gletscherweiden anlangt, so findet man im Holze bei *S. polaris* Wahlenb., *S. retusa* L., *S. reticulata* L. nur wenige und unregelmässig angeordnete Gefässe vor, während bei *S. herbacea* L. zahlreiche Gefässe auftreten und in radiärer Richtung in Gruppen von 3—10 vereint sind. Die Gefässe verlaufen schief zur Längsrichtung der Axe, sind sehr enge, dünnwandig und von geringer Länge; ihre Wandungen sind mit behöften Tüpfeln versehen.

An denjenigen Stellen, an welchen die Gefässe an stehenden Markstrahlen vorüberstreichen — es kommen indess hier auch »liegende« Markstrahlen vor, wie bei den übrigen Weidenarten —, sind sie einseitig behöft getüpfelt, wie dies Strasburger¹ bei *S. viminalis* L. und Kny² bei *Salix fragilis* L. nachgewiesen hat.

Holzparenchym ist nur spärlich vertreten, ebenso auch Libriform, wenn man von *S. herbacea* L. absieht; ausserdem sind häufig langgestreckte, cambiale Form beibehaltende Ersatzfasern, welche Stärke führen, zu beobachten.

Bezüglich des Baues der Rinde sei nur ganz kurz erwähnt, dass die Bastfaserbündel bei *S. polaris* Wahlenb. und *S. herbacea* L. nur sehr schwach oder gar nicht ausgebildet sind, im Gegensatze zu *S. reticulata* L. und *S. retusa* L. Im übrigen ist der Bau der Rinde der Strauch-, Zwerg und Gletscherweiden den der baumartigen ähnlich.

Auf die Beschreibung der Rinden einzelner *Salix*- und *Populus*-Arten, welche von verschiedener Seite³ erfolgt ist,

¹ Strasburger, l. c. S. 208.

² Kny, l. c. S. 176.

³ Malpighi, Anatome plantarum. London (1686), p. 2 et 6.

Th. Hartig, l. c. S. 443.

Schacht, Der Baum. Berlin (1853), S. 232.

Hanstein, Baumrinden. Berlin (1853), S. 47.

Sanio, Vergleichende Untersuchungen über den Bau und Entwicklung des Korkes. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, II. Bd. Berlin (1860), S. 63.

will ich hier nicht näher eingehen, ebensowenig wie auf die Besprechung der Merkmale, welche zur Unterscheidung der Weiden- und Pappelrinden herangezogen wurden, obgleich dieselben einer kritischen Sichtung bedürftig wären.

Ich möchte nur noch hervorheben, dass, soweit meine vergleichend-anatomischen Studien reichen, das Vorkommen von Sklerenchymzellen in der Rinde als gutes Unterscheidungsmerkmal zwischen Weiden- und Pappelrinden dienen kann, indem die in Frage stehenden Elemente ersterer durchaus fehlen, in letzterer hingegen massenhaft vorkommen. Merkwürdigerweise ist dieser Unterschied bisher nicht beobachtet worden.

Zusammenfassung.

Die von mir angestellten Untersuchungen ergeben, kurz zusammengefasst, folgende sichere, anatomische Unterscheidungsmerkmale zwischen Holz und Rinde der Gattungen *Populus* und *Salix*.

1. In der Markscheide, respective im Marke sämtlicher untersuchter *Populus*-Arten (*P. alba* L., *P. tremula* L., *P. euphratica* L., *P. pyramidalis* Roz., *P. mouillifera* Ait., *P. balsamifera* L., *P. nigra* L.) treten Sklerenchymfaserbündel auf, während dieselben den verschiedenen *Salix*-Arten [(*S. fragilis* L., *S. pentandra* L., *S. alba* L., *S. babylonica* L., *S. nigra* Marsh., *S. purpurea* L., *S. incana* L., *S. viminalis* L., *S. pruinos* Wendl., *R. caprea* L., *S. nigricans* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. aurita* L., *S. herbacea* L., *S. retusa* L., *S. polaris* Wahlemb., *S. reticulata* L. (*Chamitea reticulata* Kern.))] durchaus fehlen.

2. Die Rinde der obenerwähnten *Populus*-Arten unterscheidet sich von den der *Salix*-Arten dadurch, dass in ersterer

Berg, Anatomischer Atlas zur pharmac. Waarenkunde in Illustrationen. Berlin (1865), S. 77.

Dippel, Das Mikroskop und seine Anwendung. II. Th. Braunschweig (1872), S. 252.

De Bary, l. c. S. 571.

Wigand, Lehrbuch der Pharmakognosie. III. Aufl. Berlin (1879), S. 184.

v. Höhnel, Die Gerberinden. Berlin (1880), S. 87.

Moeller, Anatomie der Baumrinden. Berlin (1882), S. 89.

massenhaft Sklerenchymelemente vorkommen, wogegen letztere dieser durchaus entbehrt.

Erklärung der Figurentafel.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen einjährigen Stamm von *Populus tremula* L. in schematischer Darstellung.
- Fig. 2. Querschnitt durch einen einjährigen Stamm von *Salix alba* L., schematisch dargestellt.
- Fig. 3. Querschnitt durch einen Theil der Markscheide von *Populus euphratica* L. Vergr. circa 60.
- Fig. 4. Längsschnitt durch einen Theil der Markscheide von *P. euphratica* L. Vergr. circa 90.
- Fig. 5. Querschnitt durch einen Theil der Markscheide von *Populus tremula* L. Vergr. circa 60.
- Fig. 6. Längsschnitt durch einen Theil der Markscheide von *P. tremula* L. Vergr. circa 90.
- Fig. 7 und 8. Tangentialer Schnitt durch die Markstrahlen von *P. tremula* L. Vergr. circa 160.

In sämtlichen Figuren ist die Bedeutung der Buchstaben folgende:

a = Mark, *b* = Sklerenchymfaserbündel, *c* = Markscheide, *d* = intraxyläres Cambiform, *e* = Protoxylem, *f* = Xylem, *g* = Cambium, *h* = Bastfaserbündel, *i* = Sklerenchymring.